Årlig kolonisation och succession av skalbaggar på igenväxande översvämningsmark vid Vivelstaån i Uppland

TOR-ERIK LEILER

Leiler, T.-E.: Årlig kolonisation och succession av skalbaggar på igenväxande översvämningsmark vid Vivelstaån i Uppland. [Annual colonization and succession of Coleoptera on seasonally flooded bare soil with expanding vegetation by the Vivelstaån river, central Sweden.] — Ent. Tidskr. 110:73—79. Umeå, Sweden 1989. ISSN 0013—886x.

Beetles were captured with two traps during four springs, 1980—1988, in a flat, seasonally flooded area nearby the Vivelstaån river, central Sweden. Each trap consisted of two bowls sunk into the ground and connected with a 0.6 m long barrier. Totally 2,764 adult beetles, representing 81 species, mainly of Carabidae and Staphylinidae, were collected. Initially the study area was chiefly bare muddy soil, but at the end the vegetation cover was almost complete. An increase in annual numbers of both individuals and species was observed during this succession. *Bembidion bruxellense* Wesm., from start, and *Pterostichus diligens* Sturm, from 1984, were the two most abundant species. Among the staphylinids, *Lathrobium fulvipenne* Gr. dominated, with *L. filiforme* Gr. and *Stenus carbonarius* Gyll. more abundant in the late successional phase. In most species, the females dominated in the traps. The time for the onset of the annual recolonization of previously flooded areas differed between species, as judged from the earliest catches in the traps. Especially *B. bruxellense* was active in cold weather, already in early April.

T.-E. Leiler, Sörgården 135, S—186 31 Vallentuna, Sweden.

Introduktion

Skalbaggar som lever på flack mark nära vattendrag utsätts regelbundet för översvämningar i samband med snösmältning och vårflod. Merparten av de marklevande arterna återkoloniserar årligen sådana marker där reproduktionen sedan sker. Detaljerna i detta förlopp är dåligt kända (Andersen 1968). Jag har under fyra vårar studerat skalbaggarnas förekomst inom ett mindre område vid Vivelstaån i Uppland. Då ytan under perioden genomgått en utveckling från bar jord till sammanhängande vegetationstäcke ger det insamlade materialet även en bild av successionen inom skalbaggssamhället. Förutom artsammansättning och individrikedom har jag även studerat djurens könsfördelning.

Undersökningsområde

Området ligger i en flack milslång åkerzon längs Vivelstaån i Vallentuna i Uppland, sydost om vägen till Husbyön. Dess längd efter ån är ca 150 m, bredden 40 m och höjden över havet ca 7 m. Längs den mitt emot ån lite högre liggande långsidan växer dungar av småbjörkar och lite gräs framför ett dräneringsdike mot odlad åker. En stor del av marken närmast ån svämmas över varje år när den låga åvallen bryts igenom (Fig. 1—2). Någon märkbar vattenavrinning förekommer inte när vattnet drar sig tillbaka till ån. År 1976 skrapades matjorden bort för att säljas. Den kvarvarande ytan är platt och jämn med bara någon decimeters nivåskillnad på bredden. För att höja pH-värdet har marken senare kalkats en gång. Genom denna åtgärd och genom vattnets och den ökande växtlighetens inverkan har pH-värdet höjts från 3 till 4,2.

Jorden består av blottlagd ävja eller gyttjelera som binder mycket vatten. Den brunsvarta ytan är genom vattnets och frostens inverkan mer eller mindre porös med sprickor och små upphöjningar.

Under de åtta år undersökningen pågått har det

Tab. 1. Art- och könsfördelning av skalbaggar fångade i de båda skålfällorna vid Vivelstaån 1980—1988. Fångstperioder anges i texten.

Distribution of species and sex of individuals of Coleoptera collected in the two traps by the Vivelstaån river in prov. Uppland. The periods during which the traps operated are given in the text.

	Antal ind./No. of ind.										
	1980		1984		1985		1988		Summa		
Art/Species	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂+♀
Carabus cancellatus Ill.	1								1		1
C. problematicus gallicus Geh.							1		1		1
Notiophilus aquaticus L.								2		2	2
N. biguttatus F.							1	1	1	1	2
Loricera pilicornis F.	6	15			1		9	7	16	22	38
Clivina fossor L.	4	14			19	33	3	2	26	49	75
Dyschirius luedersi Wag.	1				6	2			7	2	9
D. globosus Hbst		2			25	32	5	8	30	42	72
Trechus rubens F.	1						1	1	2	1	3
Bembidion lampros Hbst	4	11	2	7	5	13	15	37	26	68	94
B. guttula F.			1		2	2	4	1	7	3	10
B. bruxellense Wesm.	104	221	140	398	97	273	35	65	376	957	1333
B. obliquum Sturm		2								2	2
B. quadrimaculatum L.					1	1			1	1	2
B. gilvipes Sturm		1	1	1	10	11	5	15	16	28	44
Pterostichus cupreus L.					1	1	3	4	4	5	9
P. versicolor Sturm	2	1	8	2	17	19	5	8	32	30	62
P. vernalis Panz.		1			2	1			2	2	4
P. oblongopunctatus F.			1						1		1
P. nigrita Payk.		1			1				1	1	2
P. strenuus Panz.			1	1	1	1	1	3	3	5	8
P. diligens Sturm	4	2	24	43	72	129	42	83	142	257	399
Agonum fuliginosum Panz.					13	17			13	17	30
A. sexpunctatum L.	3	1	1		1	10	5	8	10	19	29
Amara communis Panz.							2	4	2	4	6
A. aenea DeG.							1		1		1
A. famelica Zimm.	5	6	4	4	1	2	5	6	15	18	33
Anisodactylus binotatus F.	5	29			5	6	3	1	13	36	49
Trichocellus cognatus Gyll.					3	1		1	3	2	5
T. placidus Gyll.			17	38	8	8	5	7	30	53	83
Acupalpus meridianus L.			1	1					1	1	2
Haliplus lineolatus Mnh						1				1	1
H. immaculatus Gerh.						2				2	2
Hydroporus palustris L.		1								1	1
Graptodytes granularis L.					1					1	1
Helophorus brevipalpis Bed.					1	1	1	6	2	7	9
Silpha obscura L.	1								1		1
Neobisnius villosulus Steph.					1				1		1
Gabrius trossulus Nordm.							3		3		3
Ocypus fuscatus Gr.				1			1		1	1	2
Quedius fuliginosus Gr.					1			1	1	1	2
Q. curtipennis Bernh.							1		1		1
Lathrobium punctatum Zett.				1						1	1
L. terminatum Gr.						2	1	1	1	3	4
L. geminum Kr.	4	3				1	1		5	4	9
L. fulvipenne Gr.	3	2	7	2	16	14	8	7	34	25	59
L. fovulum Steph.							1		1		1
L. filiforme Gr.	4	4					3	21	7	25	32
L. longulum Gr.								1		1	1
Pycnoglypta lurida Gyll.			3	1	3	8		1	6	10	16
Omalium caesum Gr.								1		1	1
Olophrum piceum Gyll.						1				1	1
Arpedium quadrum Gr.	1	1		2		2	2	7	3	12	15

	Antal ind./No. of ind.										
	1980		1984		1985		1988		Summa		
Art/Species	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂+♀
Eucnecosum brachypterum Gr.		1	1	1			9	11	10	13	23
Anotylus rugosus F.		2			1	1		2	1	5	6
Mycetoporus longulus Mnh		3								3	3
Tachinus signatus Gr.	1	2			1				2	2	4
T. corticinus Gr.		1								1	1
Aleochara brevipennis Gr.	6	3	1			1	4	4	11	8	19
Oxypoda procerula Mnh							1	1	1	1	2
Ischnopoda atra Gr.						2				2	2
Aloconota gregaria Er.							5	3	5	3	8
Geostiba circellaris Gr.					4	2			4	2	6
Atheta fungi Gr.						2				2	2
A. eremita Rye								1		1	1
Euaesthetus bipunctatus Lj.						1	1		1	1	2
Stenus argus Gr.				2	1				1	2	3
S. carbonarius Gyll.					6	13	17	18	23	31	54
S. canaliculatus Gyll.		2								2	2
S. pallipes Gr.							1		1		1
Clambus armadillo DeG.		1								1	1
Cantharis figurata Mnh	1								1		1
Agriotes lineatus L.					1				1		1
Simplocaria semistriata F.								1		1	1
Cytilus sericeus Forst.							1	2	1	2	3
Curimopsis nigrita Palm						1	1	3	1	4	5
Corticaria serrata Payk.								1		1	1
Anthicus antherinus L.				1						1	1
Apion haematodes Kby								2		2	2
Notaris acridulus L.					18	15			18	15	33
Hylastes opacus Er.						1				1	1
Summa									932	1832	2764

från början vegetationsfria fältet vuxit igen till 99% (Fig. 3). Det är de växtarter vilka från början fanns vid den högst belägna sidan — björk, grenrör (*Calamagrostis canescens*), veketåg (*Juncus effusus*), rödven (*Agrostis capillaris*) och torvmossan (*Dicranella cerviculata*) — som successivt i riktning mot åvallen invaderat hela fältet.

Material och metod

Skalbaggar fångades med hjälp av två fällor. Varje fälla bestod av två 9 cm vida plastskålar, vilka placerats i varsin ände av ett 60 cm långt och 5 cm brett plastband till halva bredden nerskuret i marken. Skålarna var till hälften fyllda med vatten, tillsatt med lite salt och diskmedel, och täckta med barkbitar som skydd mot regn och insyn. Fällorna vittjades dagligen kl 15.30—17.30 under de perioder då deras funktion ej stördes av nederbörd och översvämning. Fällorna var i funktion följande tidsperioder: 1980: 14—17, 20, 24.IV., 30—31.V., 1—12.VI. — 1984: 16—25.IV. — 1985: 4—20.V. — 1988: 8, 15—18.IV., 27.IV.—9.V. Min avsikt vid starten var att göra kontinuerliga undersökningar, men förvårens växlande väder möjliggjorde endast dessa tider. Tätheten av *Bembidion bruxellense* Wesm. uppskattades 14.IV.1980 genom räkning av samtliga individer i tre med plastband avgränsade ytor om vardera 0,25 m^2. Provytorna lades ut där det såg ut att finnas flest individer.

Angivna temperaturer har tagits i samband med vittjningen av fällorna i skugga på markytan, dock inte direkt mot jorden. Namnen på skalbaggarna följer Lundberg (1986).

Resultat

Väder och vattenstånd

1980 var vintern snöfattig och kall med temperaturer under −10° C i slutet av januari och februari. Snörester fanns länge kvar i skugglägen (Fig. 1) och när skålarna sattes ut 13.IV. låg tjälen kvar på

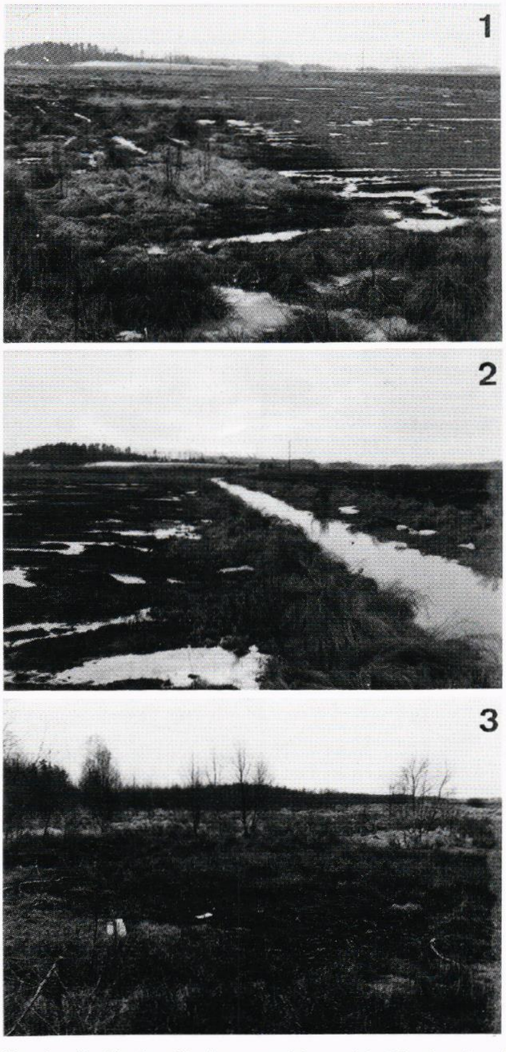


Fig. 1—3. Undersökningsområdet vid Vivelstaån i Uppland. — 1—2. 13.IV.1980, vid undersökningens början med högt vatten i ån. — 3. 3.V.1988, efter åtta års igenväxning. Foto: T.-E. Leiler.

The study area by the Vivelstaån river near Vallentuna in prov. Uppland. — 1—2. 13.IV.1980 at the start of the investigation during the spring flood. — 3. 3.V.1988 after eight years of expanding vegetation.

7 cm djup. Försöket måste avbrytas 18.IV. p g a regn och snö. Nytt försök i slutet av april avbröts av regn och översvämning. Efter en period med dåligt väder sattes skålarna ut 30.V., men redan 2.VI. dränktes de delvis av regn och 6.VI. hade två av dem tömts på okynne.

Vintern 1984 var solfattig med nattfrost utan snö. Det snöade 27.III. med kvarliggande snö några dagar, och 15.IV. hade snön smält men tjälen var kvar under gräset. Vattnet stod nu 10 m in från åvallen och endast 4 cm under ytan vid skålarna. Vattnet i ån hade 25.IV. sjunkit 30 cm.

Vintern 1985 var kall och snörik med temperaturer nära −20° C 4—8.I och 8—23.II. Före 11.IV. hade ingen dag över 5° C, och 30.IV. var det storm och snöslask. När skålarna sattes ut 4.V. var 1/3 av fältets yta översvämmat. Fyra dagar senare hade vattnet sjunkit 20 cm men snö låg kvar i skugglägen.

Vintern 1988 var utan kyla under −10° C, med kvarliggande snö först 21.II.—30.III. När skålarna sattes ut 7.IV. fanns varken snö eller vatten på området och temperaturen låg kring 12° C. Under tiden 9—14 och 19—26.IV. låg temperaturen under 4° C, ofta med snö och regn.

Fångst och observationer av skalbaggar

I Tab. 1 visas det totala antalet skalbaggar som fångades 1980—1988 samt deras könsfördelning. Bland jordlöparna dominerar *Bembidion bruxellense* med 60% följd av *Pterostichus diligens* med 18%. *B. bruxellense* togs redan i de tidigast utsatta skålarna 8.IV. i kyligt väder. Under tiden 13—24.IV.1980 togs 82♂176♀, fastän temperaturen pendlade mellan frost och 12° C med flera dagars regn och snö. Flera kopulerande par sågs och tätheter upp till 40 ind/m^2 observerades. *B. bruxellense* och *B. lampros* var båda i livlig rörelse kl 17.30 14.IV.1980 i nästan klart väder vid 9° C. Redan första dagen som fällorna vittjades anträffades 1♂1♀ av *Amara famelica*, vilken sedermera togs då och då under hela undersökningsperioden. Även *Pterostichus diligens* förekom tidigt, och 15.IV.1988 fanns 4♂10♀ i skålarna efter en vecka med snö, dagsmeja, regn, frost och dagstemperaturer mellan 1—5° C, dock 11° C sista dagen.

Bland kortvingarna dominerade *Lathrobium fulvipenne* med ca 40%, tätt följd av *L. filiforme* (Tab. 1). Av *L. fulvipenne* fångades 6—18.V.1985 nästan dagligen en hona, medan hanarna kom först 12—20.V., mot slutet med 3 ex dagligen.

Tidigast gjorda fynd av några andra arter var: *Loricera pilicornis* 28.IV.1988, *Clivina fossor* 3.V.1988, *Dyschirius globosus* 15.IV.1988, *Anisodactylus binotatus* 6.V.1988.

Flera arter tycks ha ökat i antal eller tillkommit i samband med att markytan vuxit igen och miljön

Tab. 2. Dygnsvis förekomst av skalbaggsarter och kön (♂/♀) i de två fällorna vid Vivelstaån under motsvarande period i april 1980 resp 1988. Även dagstemperatur anges. Det regnade 16—17 och snöade 18.IV.1988.

Daily presence of Coleoptera species and sexes (♂/♀) in the two traps by the Vivelstaån river during the corresponding days in April 1980 and 1988 respectively. Also given is the temperature near the ground; rain fell on 16—17 and snow on 18.IV.1988.

	Datum/Date							
	April 1980				April 1988			
Art/Species	14	15	16	17	15	16	17	18
N. biguttatus						1/1		
D. globosus					0/1	0/1		
B. lampros	0/1	0/1			1/1	0/1	0/1	
B. guttula					1/0			
B. bruxellense	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	0/1	0/1
B. gilvipes					0/1	0/1		
P. diligens					1/1	1/1	1/1	1/1
T. placidus					0/1			0/1
L. fulvipenne				1/1	1/1	1/1		
L. filiforme	1/1						1/1	0/1
P. lurida					0/1			
A. quadrum					0/1	0/1	0/1	
E. brachypterum				0/1	1/1	0/1		
S. carbonarius					1/1	1/1	0/1	1/0
Temp. (°C)	12	12	11	9	11	16	6	4

Tab. 3. Dygnsvis könsfördelning (♂/♀) hos några skalbaggsarter i de två fällorna under tiden 27.IV. till 9.V.1988. Även dagstemperatur anges, och regn föll 5 och 6.V.

Daily sex distribution (♂/♀) of selected species of Coleoptera collected in the two traps during the period 27.IV. to 9.V.1988. Also given is the temperature near the ground; rain occurred on 5 and 6.V.

	Datum/Date													
	april				maj									
Art/Species	27	28	29	30	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Σ
L. pilicornis		1/2		1/1	1/0		0/1	1/0	0/1	1/0	1/1	2/1	1/0	9/7
C. fossor							0/1	1/0			1/1		1/0	3/2
D. globosus	0/1	0/1	0/1	2/1	2/1			0/1				1/0	0/2	5/8
B. lampros	4/4	1/1		0/4		2/0	3/4	1/2	0/3	1/2	1/5	2/8	0/4	15/37
B. bruxellense	5/10	5/7	1/2	7/10	1/4	1/2	2/6	3/3	1/0	0/5	2/7	5/2	2/7	35/65
P. versicolor							0/1	0/1		1/1	2/0	2/2	0/3	5/8
P. diligens	6/10	5/15	5/8	4/12	6/6	4/7	3/10	4/3	0/2	1/0	1/3	2/2	1/5	42/83
A. sexpunctatum		0/3	1/0			1/0	1/0				1/3	1/0	0/2	5/8
A. famelica	0/1	0/1	1/0		1/0			0/1			1/1	2/0	0/2	5/6
T. placidus	3/8	1/0				1/0								5/8
L. fulvipenne	1/1			2/1			3/1	1/0		0/1	0/3	1/0		8/7
L. filiforme	0/3	0/4	1/5	1/2	1/2		0/3	0/1				0/1		3/21
A. quadrum	1/2	0/2		1/0				0/1		0/2				2/7
E. brachypterum	6/8	0/2	1/0	1/0					0/1				1/0	9/11
A. brevipennis						1/0		0/1	2/0		0/2	0/1		3/4
C. nigrita		0/1	0/1		0/1					1/0				1/3
Summa	26/48	13/39	10/17	19/31	12/14	10/9	12/27	11/14	3/7	5/11	10/26	18/17	6/25	155/285
Temp. (°C)	11	12	13	15	14	14	15	15	12	12	15	16	15	

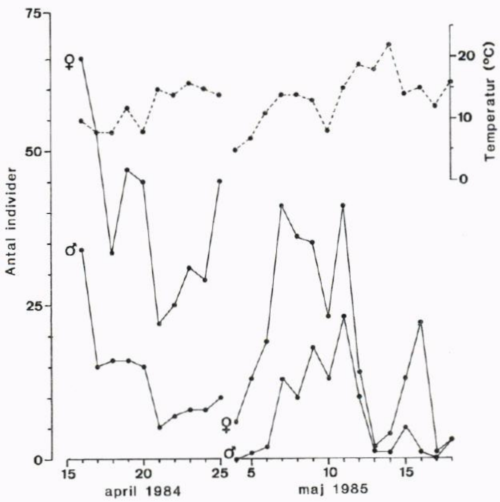


Fig. 4. Antal hanar och honor av *Bembidion bruxellense* per dag i de båda fällorna vid Vivelstaån under perioderna 16—25.IV.1984 och 4—18.V.1985. Den övre streckade linjen anger lufttemperatur vid markytan.

No. of male and female specimens of *Bembidion bruxellense* in daily catches from the two traps used at Vivelstaån during the periods 16—25.IV. 1984 and 4—18.V.1985. The upper broken graph shows temperature near ground.

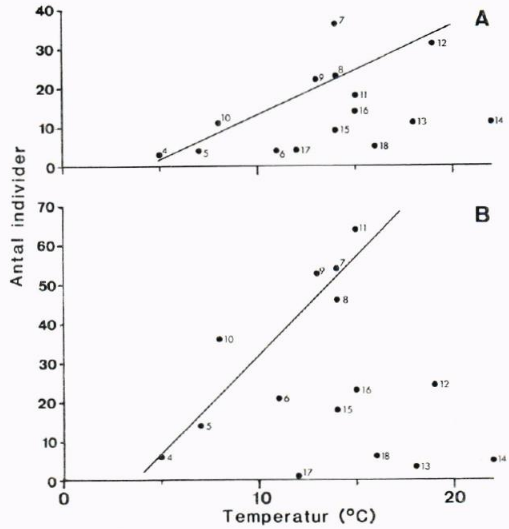


Fig. 5. Sambandet mellan lufttemperatur vid markytan och antal fångade individer i fällorna för perioden 4—18.V.1985 hos (A) *Pterostichus diligens* och (B) *Bembidion bruxellense*. Siffra vid varje punkt anger datum. Regressionslinjen gäller i A tiden 4—12 ($y = -9,7 + 2,3x$, $r = 0,822$), och B 4—11 ($y = -18,1 + 5,0x$, $r = 0,901$).

Relation between daily temperature near ground and no. of individuals in traps for the period 4—18.V.1985. (A) *Pterostichus diligens*, and (B) *Bembidion bruxellense*. Each point is denoted with date. The regression line is in A for day 4—12, and in B for 4—11.

därvid blivit allt mindre extrem (jfr Lindroth 1949:557). Detta gäller bl a: *Bembidion lampros, B. gilvipes, B. guttula, Pterostichus diligens, Lathrobium filiforme, Stenus carbonarius* och den tyrphobionta *Curimopsis nigrita*. Även det totala artantalet har ökat, från 32 1980 till 50 1988. Det totala individantalet visar samma tendens. Dessa skillnader framgår även av en jämförelse av fångsten från samma tidsperiod 1980 resp 1988 (Tab. 2).

Hos de flesta arterna är honorna totalt fler än hanarna (Tab. 1), ofta dubbelt så många. Detta gäller även betraktat per dygn (Tab. 3), och under tiden 27.IV—9.V.1988 fångades 155 hanar mot 285 honor av de arter som är medtagna i Tab. 3. Av den individrikaste arten, *B. bruxellense* togs totalt 376 hanar mot 957 honor. Fångstens dagliga fördelning på de båda könen visas i Fig. 4 för perioderna 16—25.IV.1984 resp 4—18.V.1985.

Sambandet mellan temperatur och antal fångade individer per dag av *Pterostichus diligens* resp *Bembidion bruxellense* visas i Fig. 5 för perioden 4—18.V.1985. För perioden som helhet är sambandet ej signifikant. För båda arterna finns dock ett signifikant positivt samband ($p<0,05$) för de första 8 resp 9 dagarna av perioden. Detta sammanfaller med uppgången i arternas resp aktivitetstopp.

Diskussion

Då fångsten påbörjats vid snösmältningens slut bör merparten av djuren ha övervintrat som imagines. Många av arterna flyger ogärna, speciellt vid låga temperaturer, eller saknar flygförmåga (Lindroth 1945). Man kan här tala om en riktad vandring till det tidigare översvämmade området. Vissa grävande arter som *Clivina fossor* och *Dyschirius globosus* kan vänta ut översvämningar nere i marken (Andersen 1968).

Sedan snötäcket smält bort och marken börjat torrläggas är temperatur och solinstrålning avgörande för vandringen och dess start. I initialskedet är emellertid en enstaka solig eller varm dag inte tillräckligt för att få igång en vandring. Den börjar först sedan markens ytskikt inklusive djur ef-

ter några dagars instrålning uppnått en viss värmetröskel och med den magasinerad värme. Tröskelvärdet skiftar för olika arter.

Honorna tycks ofta påbörja sin aktivitet tidigare än hanarna. Generellt fångades mycket fler honor än hanar. Då fångstmetoden avspeglar både djurens abundans såväl som deras horisontella rörelseaktivitet, kan detta tolkas på flera sätt. Att honorna verkligen förekom i högre antal än hanarna stöds dock av mina direkta räkningar av individer inom avgränsade ytor (Leiler, opublicerat). Kanske söker honorna dra nytta av direkt solbestrålning så tidigt som möjligt för att härigenom påskynda äggmognaden i ovarierna. Möjligen kan även honornas dominans i fångsten hänföras till deras höga aktivitet i samband med äggläggning.

Under hela undersökningen har *Bembidion bruxellense* varit den dominerande arten trots biotopens förändring (jfr Renkonen 1938:196). Arten är känd för sitt breda habitatval (Lindroth 1945:275, Andersen 1970), och parning och äggläggning sker på våren och försommaren. Dess dominans vid Vivelstaån är troligen betingad av att aktiviteten kan starta vid låga temperaturer vilket medför en tidig start av larvutvecklingen. Sannolikt minskar mängden bytesdjur (småmaskar, insektlarver, hoppstjärtar m m) på marken när området torkar upp på sommaren. Då larverna är mycket aggressiva och större larver oftast besegrar de mindre (Andersen 1988) kan en tidig utveckling ge en förhöjd överlevnad.

Flera av arterna som ökat i antal under successionen saknar flygförmåga, vilket gäller bl a: *Dyschirius globosus, Pterostichus diligens* och *Lathrobium filiforme*. Troligen ger växttäcket en ökad stabilitet åt markmiljön samtidigt som vissna växter, fallna löv m m, ger skydd åt insekter. Växttäcket kan även bidra till att kvarhålla snö och tjäle under de viktiga första vårdagarna så att djurens aktivitet fördröjs.

Flera arter uppvisar stora antalsskillnader mellan åren (Tab. 1). Även om fångstinsatsen varierat mellan åren så är skillnaderna ofta så markanta att andra förklaringar blir nödvändiga. Märklig är den stora förekomsten av *Anisodactylus binotatus* 1980 liksom att samtliga 33 ex av *Notaris acridulus* togs 1985.

Hemtagna ex av den ovanliga *Amara famelica* (Lindroth 1945:128) försökte flyga. Jag har tidigare funnit denna art tillsammans med *Carabus nitens* F. på en torvmosse vid Frödinge i Småland. I Finland har *A. famelica* tagits i stort antal på översvämningsstränder (Palmén 1946:34).

Ibland när jag vittjat mina skålar på detta vida fält har mina fällor känts löjligt små och otillräckliga. För att beskriva beståndsvariationerna mellan åren krävs ett större antal fällor så att slumpen och den lokala variationen kan utjämnas. Det vore även önskvärt att kunna använda någon mer kvantitativ insamlingsmetod, vilken inte är så beroende av djurens aktivitet.

Slutligen ett varmt tack till red. Anders Nilsson för all hjälp med redigering, översättning och litteraturanvisningar.

Litteratur

Andersen, J. 1968. The effect of inundation and choice of hibernation sites of Coleoptera living on river banks. — Norsk ent. Tidsskr. 15:115—133.

— 1970. Habitat choice and life history of Bembidiini (Col., Carabidae) on river banks in central and northern Norway. — Norsk ent. Tidsskr. 17:17—65.

— 1988. Resource partitioning and interspecific interactions among riparian Bembidion species (Coleoptera: Carabidae). — Entomol. Gener. 13:47—60.

Lindroth, C.H. 1945. Die fennoskandischen Carabidae. I. Spezieller Teil. — Gbg K. Vet. Vitterh.-Samh. handl. (6) Ser. B 4(1):1—709.

— 1949. Die fennoskandischen Carabidae. III. Allgemeiner Teil. — Gbg K. Vet. Vitterh.-Samh. handl. (6) Ser. B 4(3):1—911.

Lundberg, S. 1986. Catalogus Coleopterorum Sueciae. Stockholm (Entomologiska föreningen & Naturhistoriska riksmuseet).

Palmén, E. 1946. Materialen zur Kenntnis der Käferfauna im westlichen Swir-Gebiet (Sowjet-Karelien). Helsinki (Zool. Inst. der Universität).

Renkonen, O. 1938. Statistisch-Ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. — Ann. Zool. Soc. Zool. — Bot. Fennicae Vanamo 6(1).